

动 物 学 研 究 1999, Apr. 20 (2): 137~145 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

综述快报

137-145

灵长类社会行为的生态选择*

Q959.848

赵其昆
（中国科学院昆明动物研究所 昆明 650223）

摘 要 因为"乱交"和父子关系模糊，北非猕猴（*Macaca sylvanus*）的高强度雄－婴照料（IMC）超越了性/亲选择理论的作用范围，而使行为灵长类学界陷入理论困境。我们发现藏猕猴（*M. thibetana*）雄性交配机会是等级和年龄依赖的，因而父－子认知程度明显高于北非猕猴，但二者有相似的IMC和贫乏生境（高纬度、高海拔和少果实）、昭示了行为－生境的逻辑联系。峨眉山藏猕猴除秋季有猕猴属动物喜食的果实和竹笋供应外，其他季节不得不以树叶和青草薄壁细胞中少量的单糖为能源。有趣的是，它们的断奶（婴幼儿生存的瓶颈）期起点和交配也集中在秋季；其代价是半数婴儿要出生在隆冬时节。由此引出的冬季能耗增加（维持体温和妊娠、哺乳）与食物匮乏的矛盾，则以越冬前储能（脂肪）、越冬后期消耗身体结构材料的方式解决。这表现为成年体重在秋末升至年周期波动的峰值、冬末降至谷点；以平均值14.1（F）和18.3 kg（M）为基准，则波动幅度为±19%（F）和±7%（M）。其中，冬末高达2.7倍的两性失重比给出了二者繁殖投资差异的近似测度，也昭示了雄性对雌性"雪中送炭"或IMC发展的必要性和可能性。如此，IMC与贫乏生境的逻辑联系获得了必要的生理学支持、"能源环境参与规范社会行为"说有了立足点。因单配制种类中仅合趾猿有相似的行为－生境特征，这一法则对所有旧大陆灵长类似有普适性。显然，IMC具有"生存合作"的性质。把它和达尔文的"生存斗争"——食物竞争和反天敌捕食学说结合，则可形成结构完整的"生态选择"概念。社会生态学和应用心理学因生态选择概念的导入而有了汇合点；这汇合为处理人类社会问题提供了新的理论工具。进而，为理顺灵长类行为进化文献中的叙事逻辑混乱，提出了兼容生态、性和亲三种选择的"广义自然选择"学说，并达到了预期效果。

关键词 繁殖时间－能量预算，广义自然选择，社会行为，生态选择，雄－婴照料 灵长类
中图分类号 Q959.848

1998年在日本犬山召开的"灵长类社会生态学动向"国际会议上，社会行为受生境制约的可能性受到与会者的广泛注意。相关的报道有：接受人工投食的日本猴群中，姐妹间的社会序位与出生顺序呈反方向改变，而野生群无此现象；高地生境中的猩猩为独栖，而低地森林中则有群居的趋势；黑猩猩在某些生境中为雌性扩散，在另一些生境中则以雄性扩散为主。看来，上述生境与行为之间似有逻辑上的联系。或许是因为难以用当前行为学界通用的两个基本理论工具——性选择①和亲选择②来说明，这些报道受到了高度重视，甚至有人说"如果属实，这意味着重写教科书"(Normile, 1998)。然而，贫乏生境和雄－婴照料行为的逻辑联系在北非猕猴（*Macaca sylvanus*）和藏猕猴（*M. thibetana*）中也已观察到，而且后者的繁殖时间－能量预算数据为之提供了必要的生理学支持(Zhao, 1996a, b, c)。可惜，由于针对这些材料的理论概括不到位，这一超前发现并未引起足够的重视。

---

* ［美］Wenner-Gren人类学研究基金会，National Geographic Society，中国国家自然科学基金会，中科院资环重大项目专题资助项目

① Darwin-Drives (1972) 的性选择理论：基于两性配子产量的悬殊（卵子少精子多），和/或父母对子女投资差异（一般为母多父少），该理论对经典自然选择所不能解释的形态和行为性二型的进化压力作了理论概括。"雌性选择"和"雄性竞争"在灵长类是普遍现象：雌性热衷于选择遗传和行为上"好"的性伴侣；雄性则极力赢得雌性的青睐和同性竞争，以增加性伴侣数。鉴于作为性选择结果的某些性状，如雄孔雀的尾和驼鹿的角，对动物自身的生存有害，而不能为"最适者生存"的自然选择原理包容，故性选择和经典自然选择是既有联系又有区别的两个概念。

② Hamilton (1964) 的亲选择理论：这是阐明亲缘关系如何影响利他行为进化的学说。按照这一理论，利他行为的结果是动物借其他个体携带着的自己的基因复制来获得广义适合度（inclusive fitness)。一般情况下，可用经济学术语表达为：在成本－收益比值不变的前提下，投资趋向亲度（degree of relatedness）高的个体；极端情况下，如与天敌遭遇时，利他行为是以行为者的牺牲保全亲子。所以，亲选择也与经典自然选择有别。

本文 1999-01-19 收到，1999-02-18 修回

因相关理论发展滞后，行为灵长类学的概念和叙事逻辑混乱也随着研究信息的增加而增加。这集中反映在 Normile（1998）的报道和一些堪称集大成的著述（Smuts 等，1987；Runciman 等，1996）中。本文立足于峨眉山藏猕猴的野外研究成果，结合文献资料，提出社会行为的“生态选择”假说，作为理解一些“法则外”行为的工具。进而，作者试图把它和现有的性选择、亲选择学说联结成一个三元结构的“广义自然选择”概念框架，以“清理”文献中的某些叙事逻辑混乱。实践表明，这些努力达到了预期效果。本文简要报告这一进展，算是“抛砖引玉”，以推动这个虽然古老但仍充满挑战的学科的发展。

1 能源环境规范雄-婴社会行为

1.1 藏猕猴及其峨眉山生境

研究种群的栖息地位于峨眉山东北坡(29°30′N 和 103°20′E)，覆盖了以人行山路为中心、海拔 1 200～2 100 m（1986 以前)和 750～2 400 m（1991 年后)的广大区域。其下半段属亚热带，上半段属温带。2 070 m 处 1 月份平均温度为 -1.3℃，冰雪覆盖期长达 3～4 个月(Zhao 等，1989)。此区域植被和物候垂直递变明显。其中，对本研究有特别意义的是：果实和竹笋集中出现在秋季，而“金秋”是自上而下移动的。

一般说来，藏猕猴在秋季大约有 2 个月能以果实和竹笋为主食；春夏季主要以树叶和青草为生，近 20 年来则外加游人的投食；冬季，可利用的只有营养价值极低的老树叶(Zhao 等，1991)。众所周知，猕猴属为果食性类群(Caldecott，1986)，它们能吸收的只是树叶、青草中薄壁细胞内的少量单糖和蛋白质(Hladik 等，1967，但见 Eisenberg 等，1972)。也就是说，峨眉山对于猕猴属动物而言是生态学意义上的贫乏生境。在这里，藏猕猴体重的年周期波动中心是 18.3 kg(M)和 14.1 kg(F)(参见表 1)，在猕猴属 19 个种中为最大(参见 Harvey 等，1987)。因为动物系统树相邻分支中，粗食者比精食者体重偏大(Clutton-Brock 等，1977)，这一测量结果和所观察到的叶食性倾向能相互验证。

该种群由分属 11 群的近 300 只猴子组成(1992 年数据)，对任一具体的动物而言，其社会环境可谓丰富。猴子与游人的季节性接近（Zhao 等，1992）使得观察研究可在个体识别基础上进行，做到系统取样、定量分析和跟踪年周期现象，甚至给部分个体称重。加之生境变化的时间和空间因素都有严格的递变顺序，这个藏猕猴-生境组合构成了一个理想的天然行为生态学实验室。

1.2 优化的繁殖时间预算

在高度季节性生境中，藏猕猴种群有一个“准脉冲型”出生模式：1986 年分布区内的 6 个猴群的平均出生日期为 3 月 27 日，标准差为 39 天(30 天为“脉冲型”上界；Caughley，1977)；中位出生日期 3 月 14 日。出生间隔为 2 年。有趣的是，随猴群家域海拔的升迁，出生日程显著提前($r=-0.84$，$P<0.05$)；最高分布群出生始于冰雪封冻的 1 月(Zhao 等，1988b)。因处于同一纬度，此种繁殖日程移动现象不能用光照周期说(van Horn，1980)解释。为核实这一“异常”、因而重要的发现，我们于 1992 年 3 月 18～23 日，即在该种群出生季节中期，或“累计出生率”(CBR)期待值为 50% 的时候对高(2 400～1 500 m，4 群)、中(1 500～1 020 m，3 群)和低(1 020～750 m，3 群)3 个类别共 10 群作了另一次新生儿计数。其 CBR 的平均值分别为 58%、48% 和 10%，随海拔递减而下降[spearman rank-order correlation：$r=-0.83$，$P<0.05$；临界值(2-tail，0.05)=0.63]，证实了先前的观察(Zhao，1994b)。

断奶是婴、幼儿生存的瓶颈，一般始于 7 月龄。上述出生日程移动，正好能确保各群婴儿都大致按照外源食物由“软”到“硬”、逐步掺入的方式断奶：

$$\text{母乳}_{\text{冬/春、夏}} \rightarrow (\text{母乳}+\text{果实/竹笋})_{\text{秋}} \rightarrow (\text{母乳}+\text{树叶})_{\text{冬}} \rightarrow (\text{树叶}+\text{青草})_{\text{春夏}}$$

这样，子女生存的瓶颈效应和越冬期母体能量赤字均可减至最低限度。此外，该种群长达 2 年的出生间隔也从这延长的哺乳期得到生理学上的解释。

这种把繁殖周期中最脆弱的环节安排在环境最佳期的现象，也见于热带季节性干旱地区的紫面叶猴(*Presbytis senex senex*)：出生高峰出现在食物匮乏的旱季，而断奶期则与食物丰盛的雨季同步。类似的适应还见于猕猴和印度灰叶猴(Rudran，1973)。有趣的是，这些灵长类动物的交配高峰期（出生高峰期反推半年）也出现在食物丰盛的季节：温带为秋季，热带为雨季。考虑到食物丰盛度在热带依赖于降雨量，而在温带则取决于温度季节性变化的生

态学规律 (Ricklefs, 1973)，这暗示了能量预算在繁殖环境调控中的决定作用。事实上，这个"营养调控"说可以解释多数灵长类繁殖的季节性特征 (Zhao, 1994b)。

1.3 与繁殖时间预算配套的能量预算

藏猕猴体重在越冬前达到峰值,冬末降到谷点(表 1,另见 Zhao,1994a),而初夏(M,18.3 kg;F,12.8 kg;Zhao 等,1988a)居中。如果以峰、谷两点的平均值(大概是仲夏时节的体重)18.3(M)和 14.1 kg(F)为基准来考量其波动幅度,则可从越冬前后 ±19%(F)和 ±7%(M)的波动幅度解读出如下重要的生态信息:为缓解冬季能耗增加[维持体温(两性)和妊娠、哺乳(雌性)]与食物匮乏的矛盾,动物在越冬前有一个储能或蓄积脂肪、越冬后期消耗身体结构材料的能量预算。

表 1　峨眉山藏猕猴成年体重 [$\bar{X} \pm SD$ (范围), kg] 和性二型 ($\overline{M/F}$) 在越冬前后的变化*

Table 1　Changes in body weight and sexual dimorphism ($\overline{M/F}$) of adult Tibetan macaques at Mt. Emei during the winter

性别 (sex)	秋末 (late autumn)	冬末 (late winter)	差异 (difference)		
			t	P	变化 (change)
雌 (female)	16.8±2.1 (14.0~21.5) n = 13	11.4±1.0 (9.0~13.0) n = 15	8.79 (两组观察 two group observations)	<0.001	-32%
雄 (male)	19.5±2.2 (16.0~22.5) n = 14	17.0±2.7 (11.5~20.0) n = 14	6.38 (配对观察 paired observations)	<0.001	-13%
$\overline{M/F}$	1.16	1.49			

* 以花生为诱饵，把动物吸引到轻便人体秤上来，或坐或站，完成称量 (using peanuts as baits, the animal was weighed with a potable human body scale when it stood or sat on the scale)。

1.4 父-子认知程度

和北非猕猴不同,藏猕猴 α-雄猴在交配季节控制着他视野里的所有雌猴。同性交配竞争的失败者,会暂时脱离主群或中心亚组(CS)1~8 天,形成一对或少数成年个体组成的"远外周成年亚组"(FAS),在一个比较宽松的环境中交配(Zhao, 1993)。然而,在所有繁殖亚单位中,交配机会都是等级依赖的(rank-dependent)。

从另一个角度看,按犬齿磨损程度和行为把性活动的雄猴(SAM)细分为亚成年(SA)、年轻成年(YA)和中老年(MO)后,构成 25%SAM 的 YA 在 4 个 CS 中完成了 84%的交配,而 2 个 YA 在不同的、包括至少 1 个 MO 的 FAS 中,完成了 92%的交配。这就是说,交配机会也是年龄依赖的(age-dependent)。因 CS 中的 α-雄猴基本上都是 YA,而 FAS 中的优势个体总是 YA,上述等级和年龄依赖并不矛盾(Zhao,1993)。这样,藏猕猴婴儿的父-子认知程度与"乱交"的北非猕猴[发情雌猴每天差不多要与群内所有雄猴交配(Taub,1980a;Small,1989)]大不相同。

1.5 雄-婴行为

北非猕猴在旧大陆灵长类中以它的高强度雄-婴照料(IMC,intensive male-infant caretaking)著称(Whillen,1987)。藏猕猴婴儿在头 20 周内有约 8%的时间受到雄猴的"有形照料":在怀中(图 1),有其他形式的身体接触,或在他伸手可及处[①](邓紫云等,1996)。1 岁以内,离开母亲的婴儿总在至少 1 个雄猴(通常是 α-雄猴)的严密监护之下。这种没有现实刺激便无法觉察的"无形照料"曾使得我们称量它们的努力完全失败(Zhao 等,1988a)。这样的照料水平与北非猕猴相当,而远高于其他多配制旧大陆灵长类。

在单配制旧大陆灵长类中,合趾猿(*Hylobates syndactylus*)是唯一有 IMC 的物种(Chivers,1974;Taub 等,1984)。值得注意的是,该种的新生儿体重只有成年体重的 5%~6%,照料始于幼子体重增至母体重量的 16%,即一般猿类的新生儿体重水平时。这时,幼儿已 1 岁以上,但未独立。

此外,北非猕猴和藏猕猴都发展了一种刻板、夸张的雄-婴-雄三边作用 (triad, 图 2; Deag,1980;

① 崔清华,赵其昆,1999 峨眉山藏猕猴雄-婴行为的补充观察. 动物学研究,**20**:出版中. (Cui Q H,Zhao Q-K,1999. Supplementary observation on male-infant behaviors in Tibetan macaques at Mt. Emei. *Zool. Res.*,**20**:in press.)



图1 藏猕猴雄－婴照料形式之一：1只雄猴怀抱2只婴猴
Fig. 1 Two infants in the lap of an adult male, the Tibetan macaque at Mt. Emei



图2 藏猕猴雄－婴－雄三边作用（triad）的中间相
Fig. 2 The middle phase of male-infant-male interactions (triads) in Tibetan macaques

表2 藏猕猴"雄－婴－雄"三边作用的结构和功能（$n=104$）
Table 2 Structure and function of male-infant-male interactions in Tibetan macaques

类型（pattern）	Ⅰ：(M+in) ⇒食场 f.s.，或不避H	Ⅱ：(M+in) ⇒M	Ⅲ：M⇒ (M+in)
发生率（occurrence rate）	5%	34%	61%
不对称性（asymmetry）(L⇒H)	5:0	4.8:1	1.7:1
功能（function）	对抗缓冲 (agonistic buffering)	空间黏合⁺ (spatial cohesion)	空间黏合⁺⁺ (spatial cohesion)

M,雄(male);in,婴儿(infant);⇒,移向(moving to);f.s.,食场(feeding site);不避 not avoiding;
H,高位雄猴(higher ranking male);L,低位雄猴(lower ranking male);+,强度(intensity),++>+。

Taub, 1980b; Zhao, 1996c)。按其行为类型、各型所占比例和发动－接受者地位不对称性，藏猕猴的triad可安排在一个从"对抗缓冲"到有高度"空间粘合"倾向的楔形功能连续谱上（表2）。

Triad只出现在有IMC的多配制旧大陆灵长类;其功能是"以大家都关爱的婴儿来调节社会关系"(Zhao,1996c),而且婴儿接受雄性照料的时间和它们参与triad的频次呈正相关($r=0.77, P<0.05$)①。这样,我们有理由认为,triad是IMC的副产物。

1.6 能源环境规范雄－婴行为

因为"乱交"和父子关系模糊，北非猕猴（*M.s.*）的高强度雄－婴照料（IMC）超越了性/亲选择理论的作用范围，而使行为灵长类学界陷入理论上的困境(Whitten,1987;Paul等,1992)。藏猕猴(*M.t.*)IMC的发现,使得有可能用比较行为生态学来解除这一困境。二者有相似的生境:高纬度、高海拔和少果实(*M.s.*: Fa, 1984; *M.t.*: Zhao等, 1989;Zhao等,1991)。与此相关,二者体重排行该属前二位。另一方面,它们有相似的雄－婴行为。但是,其交配系统、父子认知程度差异巨大。这样,生境和行为之间的逻辑联系得以确立。藏猕猴优化的繁殖时间预算和与之配套的能量预算,为此提供了必要的生理学支持:冬末,高达2.7倍的雌、雄身体材料消耗份额差异,作为两性繁殖投资差异的近似测度,昭示了雄性对雌性做"雪中送炭"式的行为补偿的必要性和可能性;IMC就是这样的补偿,因为它既可以增加母亲的觅食机动性,又可暂免其拖儿带女的能耗(McKenna,1987)。这就把以上分别陈述的研究结果,组织到了一个统一的概念框架内:雄－婴照料是两种猕猴对贫乏能源环境的行为适应。

这一论点得到了云南仰鼻猴(*Rhinopithecus bi-*

①见第139页脚注(to see the footnote of page 139)

eti)和日本猕猴(*M. fuscata*)行为生态数据的支持。在4 000 m左右的雪线附近,白马雪山乌牙匹亚的一个云南仰鼻猴种群常年以松箩(*Bryoria*)为主食,而没有明显的雄-婴照料现象(Kirkpartrick等,1998)。笼养群的雄猴也未见有主动怀抱其子女的情况①。松箩为多年生地衣类,富有可消化的非结构性碳水化合物。以它为主食,意味着动物营养水平的年周期波动甚微。其实,即使它们在纬度和海拔都较低的生境中,其叶食性消化系统也足以保证养分摄入的稳定性。果食性、缺少IMC的日本猕猴也分布在高纬度地区。其越冬期的雌性体重减幅只不过接近藏猕猴雄性体重减幅的观察②,同样从反面支持了我们的论点。

此外,有了triad是IMC副产物的概念,关于北非猕猴同质现象的、对峙已久的"社会关系调节说"(Deag,1980)和"雄-婴照料说"(Taub,1980b)便可在"表"和"里"的意义上统一起来。

综上所述,"社会行为受能源环境制约"的假设可以成立。

考虑到多种单配制猿类中,仅合趾猿有相似的雄-幼照料行为,而该种也在少果实生境中生活并在同属动物中拥有最大体重,上述能源环境制约雄-婴(幼)行为的理论实际上对所有旧大陆灵长类有普适性。这使亲选择作为雄-婴(幼)照料主要进化动力的可能性进一步被排除。然而,性/亲选择参与藏猕猴IMC和triad的可能性依然存在。这是因为:①雄性照料的强度和行为者的社会地位正相关③,而他们的交配机会也是等级依赖的(Zhao,1993);②雄性的triad发动率和后继交配季节中与之形成暂时配偶关系(in consort)的雌猴数呈正相关($r=0.96$, $P<0.05$),即发动triad有讨好雌猴的效果;③triad接受率与交配季节与之"接近"的婴猴数正相关($r=0.90$, $P<0.05$),而α-雄猴作为父亲接受triad的机会也最多(Zhao,1996c)。这种最大限度地利用社会资源来扩大自己个体适合度的现象,显然具有普遍意义。

2　生态选择与社会行为进化理论

2.1　系统进化中的适应辐射

与旧大陆灵长类不同,新大陆猴的适应辐射倾向于产生高强度的雄-婴照料和牢固的配对关系。作为婴幼儿的主要照料者,雄性嗅闻、触摸和怀抱血迹未干的新生儿,允许婴儿从他们的手中或嘴里取食,在移动时携带婴儿,护卫婴儿免受侵扰,直至它们能独立行动。有时候,雄性也关照非亲婴幼儿(Whitten,1987)。另一方面,马达加斯加狐猴在多雄多雌的社会系统中,则是雌性占统治地位,有时分裂成全雄和全雌亚群。这些存在于旧大陆、新大陆和马达加斯加灵长类中的不同特点,清楚地说明了社会行为的适应辐射,或系统进化的影响(Eisenberg等,1972)。本文上半部分和进一步展开的讨论只限于旧大陆灵长类。

2.2　生态因素作为社会行为的一种选择压力

种内食物竞争和种间捕食-反捕食策略是生态学研究的基本内容。个体间的食物竞争,使动物趋向分散。然而,分散的个体极易被天敌捕食,因此动物对天敌捕食的反应是趋向集群(Wrangham,1980)。在群体水平上,分群后的若干年里,大的群体总是占据觅食条件好的部位。在个体和群体水平上的食物竞争,主要受高营养食物丛聚度(patchiness)的制约;当"少而精"的食物(如果实或人工投食)高度丛聚时,竞争激烈;当只有差不多是均匀分布的食物(如树叶)可用时,竞争趋向消失④(Zhao,1997)。这样,群的大小或成员的空间分布本身就是两种反向压力作用的结果,是生态适应的折中方案(Eisenberg等,1972;Wrangham,1980;Dunbar,1988)。很明显,这种折中是传统意义上的"生存斗争"的需要。

以生存斗争相对应,IMC是"生存合作"的例子。它是社会单位内无亲缘关系个体间或不同年龄-性别类别间的、以群体繁殖成功为归宿的合作。把"生存合作"与达尔文的"生存斗争"结合起来,则可产生一个符合对立统一原则的"生态选择"概念。

"生态选择"这个术语曾被用来解释形态和行为性二型的进化。值得注意的是,在性二型问题上,生态选择被认为是在与性选择处于互不排斥,甚至互为因果的条件下工作的(Rodemand等,1987)。

①崔亮伟,私人通讯　②Watababe K,私人通讯

③见第139页脚注(to see the footnote of page 139)

④Zhao Q-K,1999 Responses to seasonal changes in nutrient-quality and patchiness of food in a multi-group community of Tibetan macaques at Mt. Emei. *Int. J. Primatol.*, **20**: in press.

2.3 广义自然选择

有了"生态选择"的概念，社会行为进化也就有了三个基本选择方式：生态选择、性选择和亲选择。个案分析表明，一旦把行为和行为者所要解决的问题联系起来，行为的策略内涵便可识别，而问题总是和生存/繁殖的需要有关。这些需要便是所谓的选择压力。一种或一组行为，常常不只受一种选择压力的作用，暗示了三种选择处于并行不悖的统一体中。我们把这统一体称之为"广义自然选择"，使之区别于不包容性选择和亲选择的经典自然选择。在这个概念框架内，许多盘根错节的灵长类社会行为进化问题变得脉络清晰了。

2.3.1 非亲属个体间的"相互利他"(reciprocal altruism)行为(Silk，1987) 这只能在社会策略(tactic)的层次上去理解。例如，有证据表明，梳理者有更多的机会得到受梳理者的帮助(Seyfarth 等，1984)，而且梳理活动有时也能直接减少行为者受到群内高位成员攻击的危险(Bertram，1982，但见 Silk，1987)。动物行为的归宿，无非是获取食物，避免伤害，或得到最大的繁殖机会。把非亲属个体间的利他行为及其发生的社会情境联系起来考虑，则不难把某个具体的行为策略追溯到生态选择和性选择的"根"上去。如果把亲选择作用下的"利他"和非亲属个体间的"利他"相提并论，势必造成策略和基本选择压力的混淆。

2.3.2 雄猴杀婴（infanticide） 这在疣猴亚科动物的基本社会单位——"单雄群"或"单雄亚群"中时有发生（Struhsaker 等，1987）。被杀的总是"前任"雄猴的未断奶子女，而杀戮的后果是婴儿母亲迅速发情交配或出生间隔缩短。后者昭示了性选择的介入（Hrdy，1974），而前者是亲选择在策略层次上的反面表达。Sterck（1998）基于文献资料的统计分析指出，杀婴现象和生境容纳量趋于饱和，因而雌性群间转移——她们主要的对抗策略无法实行有关。这样，对该行为而言，生态因素如果不是最根本的选择压力，至少也和性选择同等重要。van Schaik（1996）基于对雄－雌关系和雄性行为影响社会关系其他方面的分析，提出杀婴现象作为一种社会因素，"在灵长类社会系统形成过程中，有和生态因素同等的重要性"。这又是次生性的策略和基本选择压力的混淆，纵然策略执行的后果可以进一步改变社会系统的运作。

2.3.3 姐妹间年龄序位和社会序位的翻转（Hill，但见 Normile，1998）接受人工投食的日本猕猴群内姐妹间的两序位翻转现象，或许可追溯到高质量食物高度集中、幼小个体凭体力吃不到东西的事实（生态条件改变）。虽然各女儿与母亲的亲度（degree of relatedness）相等，但母亲对年幼者的"偏心"是最大限度地保全所有子女、从而扩大它自己繁殖价值的一种策略[①]。野生猴群因天然食物的丛聚度低，食物竞争程度也低，幼子无需母亲的特别协助，故没有上述现象。所以，这种翻转和雌性对觅食地域的防卫兴趣一样，是特定生态条件下性选择的表达。

2.3.4 低地森林猩猩的集群（van Schaik，但见 Normile，1998） 高地生境中的猩猩，食物匮乏是主要矛盾，"独栖"可减少个体间食物竞争、增加觅食有效性。然而，在食物相对丰富的低地森林中，个体间食物竞争的矛盾减弱、对抗天敌捕食的需要上升为主要矛盾。这时，群居是适应的。看来，猩猩社会组织随生境改变的现象并未超越生存斗争策略的范畴。

2.3.5 黑猩猩扩散性别（dispersing sex）的改变（Sugiyama，但见 Normile，1998）一些地区是雌性，而另一些地区是雄性为主。首先，扩散是近亲繁殖避免机制的表达方式之一。性选择的介入是无疑的。但是，何种性别扩散应该是某种利、弊权衡的结果。也许，这是一种文化现象（Nishida，1987)，正如人类社会中女性出嫁和男性入赘的趋势是文化多样性的反映一样。

2.3.6 群间关系及行为 地域防卫(range defense)、优势等级(intergroup dominance)、攻击和友好往来(玩耍、梳理、交配和触摸等)是猴群间关系研究的基本内容。然而，绝大多数文献报道，都围绕着食物资源竞争展开；至于友好行为，因参与者差不多总是一些少年个体（Cheney，1987）而无关宏旨。问题是，如果只有竞争或排斥，那么，一个多群社区结构何以维持？我们发现，藏猕猴群间食物竞争实际上处于和性吸引相抗衡的状态：前者在上半年，即出生季节是矛盾的主要方面，要把距离拉开；后者在下半年即交配季节是矛盾的主要方面，要把距离减小。这一推一拉，有推有拉，正好

① 在这样的母系（female-bounded）社会中，雄性长成后都要迁出，故这里只考虑雌性。

维系了社区内在结构。这是生态选择和性选择的协同作用在群体空间关系上的表达。此外，雌性是群间边界上的斗士，"血战"总是发生在她们之间，因为它们的繁殖成功取决于对食物资源或地域的占有。雄性则持"骑墙"态度：要么向对方雄猴做一些虚张声势的威胁追逐，要么干脆把己方雌猴往回赶（以讨好对方的"斗士"，为下次群间转移做铺垫），因为他们的繁殖成功取决于愿意与之交配的雌性个体数。这种群间行为性二型是性选择和生态选择在个体或年龄性别类别（age-sex classes）水平上的表达（Zhao，1997）。

看来，文献中普遍存在的叙事逻辑混乱，多半是生态选择在社会行为进化理论体系中缺席的结果。此外，地方传统或文化的影响，也是要考虑在内的一个因素。

就本文所关注的雄－婴行为而言，因其结果应表达为群体繁殖成功率的增加，选择应当发生在群体水平上。看来，倍受批评的"群选择"（group selection; Wynne-Edwards，1963）说（Williams，1966），至少在行为灵长类学范围内应得到正名。

显然，"广义自然选择"中"广义"二字的引入，不是唯一的解决方案。事实上，更换经典自然选择的内涵，用"最适者繁殖"替代"最适者生存"（Mayr，1977）也可达到同一目的。问题是，这种本质上是趋向更"综合"的做法，与需要拆卸成基本构件的"分析"目标相悖。Mayr 的动议在与本文有关的文献中未见流行的事实，一定程度上也鼓励了我们的尝试。

3　社会生态学和运用心理学的汇合

在社会行为的三种选择压力中，对人类而言，生态选择的可操作性在解决人类社会问题方面的潜在应用价值值得特别关注。例如，国人还记忆犹新的"大锅饭"体制——食物供应量和工资与工作表现脱钩的分配制度的失败，据此可以增加一个纯自然科学的解释：在温饱线上，如果工作中付出较多的人要忍受饥寒的话，努力工作者自然越来越少；从长远的观点看，语言、文字终究不能阻止生产者缺少物质动力所致的社会－经济停滞乃至倒退。同理，在改革过程中放弃违背自然法则的分配制度后，社会经济状况的迅速好转，则从正面支持了这个论点。在温饱问题解决以后，就目前的情况看，提高公众的道德水准和反腐败成了当务之急。对此，或许要从营造积极向上的社会－生态氛围做起。社会公正便是这样的社会－生态条件。在这一点上，社会生态学和应用心理学中的行为主义[①]（behaviorism; Skinner，1974）和社会学习理论[②]（social learning theory; Bandura，1977）有了汇合点，从而使人类处理社会问题的理论工具得以强化。有了这种认识，我们便会，例如，通过分析"说真话"和"说假话"者生存状态的差异，来解释社会风尚中"实事求是"成分的走势，并找到适当的行动切入点。作为一种思路，这对两个文明建设的其他方面也当有借鉴意义。

致　谢　峨眉山管委会和先峰寺等寺院在多年野外工作期间给予了力所能及的协助，邓紫云研究员参与了前期数据收集工作，况荣平研究员和孙儒泳教授对手稿提出了有价值的意见，丁伟先生及时通报了 Normile D 的报道。在此一并致谢。

参 考 文 献

邓紫云，赵其昆，1996．藏猴替代父母行为．人类学学报，15：159～165．(Deng Z-Y, Zhao Q-K, 1996. Alloparenting for newborns of *Macaca thibetana*. *Acta Anthropol. Sinica*, 15:159－165.)

Bandura A, 1977. A social learning theory. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.

Caldecott J D, 1986. An ecological and behavioural study of the pig-tail macaque. *Contrib. Primatol*. Basel, S: Karger, vol 21.

Caughley G, 1977. Analysis of vertebrate population. New York: John Wiley & Sons.

Cheney D L, 1987. Interactions and relationships between groups. In: Smuts B B *et al* (eds), Primate societies. Chicago: Univ. of Chicago Press. 267－281.

Chivers D J, 1974. The siamang in Malaya. *Contrib. Primatol*. Basel: S Karger, vol 4.

Clutton-Brock T H, Harvey P H, 1977. Species differences in feeding and ranging behaviour in primates. In: Clutton-Brock T H (ed), Primate

① 以操作条件反射（operant conditioning）为基础的"行为主义"认为，行为是由环境中隐含的正、负强化机制决定的。正强化就是使其有所得，负强化就是使其有所失。人和动物会保持他的行为方式，如果那样做能得到什么的话。

② 社会学习理论认为，我们以观察和模仿他人的方式学习，而"做"则决定于强化机制。该理论强调语言、信息处理和策划的重要性。它也承认行为者和环境之间的相互影响。

ecology. London: Academic Press. 557 – 584.

Deag J M, 1980. Interactions between males and unweaned Barbary macaques. *Behaviour*, **75**: 54 – 81.

Dunbar R, 1988. Primate social systems. London: Croom Helm. 33 – 54.

Eisenberg J F, Muckenhirn N A, Rudran R, 1972. The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, **167**: 863 – 874.

Fa J E, 1984. Habitat distribution and habitat preference in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Int. J. Promatol.*, **5**: 273 – 286.

Harvey P H, Martin R D, Clutton-Brock T H, 1987. Life history in comparative perspective. In: Smuts B B *et al* (eds), Primate societies. Chicago: Univ. of Chicago Press. 181 – 196.

Hrdy S B, 1974. Male-male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatol.*, **22**: 19 – 58.

Kirkpartrick R C, Long Y C, Zhong T *et al*, 1998. Social organization and range use in the Yunnan snub-nosed monkey *Rhinopithecus bieti*. *Int. J. Primatol.*, **19**: 13 – 51.

Mayr E, 1977. Population, species, and evolution. Cambridge, Massachusetts: Harvard Univ. Press

McKenna J J, 1987. Parental supplements and surrogates among primates: Cross-species and cross-cultural comparisons. In: Lancaster J *et al* (eds), Parenting across the life span: Biosocial dimensions. New York: Aldine De Gruyter. 143 – 184.

Nishida T, 1987. Local traditions and cultural transmission. In: Smuts B B *et al* (eds), Primate societies. Chicago: Univ. of Chicago Press. 462 – 474.

Normile D, 1998. Habitat seen playing larger role in shaping behavior. *Science*, **279**: 454 – 1455.

Paul A, Kuester J, Arnemann J, 1992. Male-infant relations in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): Testing functional hypothesis. In: Abstracts of XIV[th] Congress of International Primatological Society. Strasbourg/France, August 16 – 21. 221.

Ricklefs R E, 1973. Ecology. New York: Chiron Press.

Rodman P S, Mitani J C, 1987. Orangutans: sexual dimorphism in a solitary species. In: Smuts B B *et al* (eds), Primate societies. Chicago: Univ. of Chicago Press. 146 – 154.

Rudran R. 1973. The reproductive cycles of two subspecies of purple-faced langurs (*Presbytis senex*) with relation to environmental factors. *Folia Primatol.*, **19**: 41 – 60.

Runciman W G, Smith J M, Dunbar R I M (eds), 1996. Evolution of social behaviour patterns in primates and man. Oxford: Oxford Univ. Press.

Seyfarth R M, Cheney D L, 1984. Grooming, alliances, and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature*, **308**: 541 – 543.

Silk J, 1987. Social behavior in evolutionary perspective. In: Smuts B B *et al* (eds), Primate societies. Chicago: Univ. of Chicago Press. 318 – 329.

Skinner B F, 1974. About behaviorism. New York: Knopf.

Small M F, 1989. Female choice in nonhuman primates. *Yrbk of Phys. Anthropol.*, **32**: 103 – 127.

Smuts B B, Cheney D L, Seyfarth R M *et al*, (eds), 1987. Primate societies. Chicago: Chicago Univ. Press.

Sterck E H M, 1998. Female dispersal, social organization, and infanticide in langurs: Are they linked to human disturbance? *Am. J. Primotol*, **44**: 235 – 254.

Struhsaker T T, Leland L, 1987. Colobines: Infanticide by adult males. In: Smuts B B *et al* (eds), Primate societies. Chicago: Univ. of Chicago Press. 83 – 97.

Taub D M, 1980a. Female choice and mating strategies among wild Barbary macaques (*Macaca sylvanus* L.) In: Lindburg D G (ed), Macaques. New York: Van Nostrand Reinhold. 287 – 344

Taub D M, 1980b. Testing the "agonistic buffering" hypothesis, 1, The dynamics of participation in triadic interactions. *Behav. Ecol. Sociobio.*, **6**: 187 – 197.

Taub D M, Redican W K, 1984. Adult male-infant interactions in Old World monkeys and apes. In: Taub D M (ed), Primate paternalism. New York: van Nostrand Reinhold. 20 – 55.

Trives R L, 1972. Parental investment and sexual selection In: Campell B (ed), Sexual selection and the descent of man. Chicago: Aldine. 136 – 179.

van Hong R N, 1980. Seasonal reproductive patterns in primates. *Prog of Repr. Biol.*, **5**: 181 – 221.

van Schaik C P, 1996. Social evolution in primates: The role of ecological factors and male behabior. In: Runciman W G *et al* (eds), Evolution of social behaviour patterns in primates and man. Oxford: Oxford Univ. Press. 9 – 31.

Whitten P L, 1987 Infants and adult males. In: Smuts B B *et al* (eds), Primate societies. Chicago: Univ. of Chicago Press. 343 – 357.

Williams G C, 1966. Adaptation and natural selection London: Chatto & Windus.

Wrangham R W, 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, **75**: 269 – 299.

Wynne-Edwards V C, 1963. Intergroup selection in the evolution of soeial systems. *Nature*, **200**: 623 – 626.

Zhao Q-K, Deng Z Y, 1988a. *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China: I. A cross-sectional study of growth and development. *Am. J. Primatol.*, **16**: 251 – 260.

Zhao Q-K, Deng Z Y, 1988b. *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China: II Birth seasonality. *Am. J. Primatol.*, **16**: 261 – 268.

Zhao Q-K, Xu J M, Deng Z Y, 1989. Climate, vegetation and topography of the slope habitat of *Macaca thibetana* at Mt Emei, China. *Zoological Research* [动物学研究], **10**(suppl): 91 – 100.

Zhao Q-K, Deng Z Y, Xu J M, 1991. Natural foods and their ecological implications for *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. *Folia Primatol.*, **57**: 1 – 15.

Zhao Q-K, Deng Z Y, 1992. Dramatic consequences of food handouts to *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. *Folia Primatol*, **58**: 24 – 31.

Zhao Q-K, 1993. Sexual behavior of Tibetan macaques at Mt. Emei, China. *Primates*, **34**: 431 – 444.

Zhao Q-K, 1994a. Seasonal changes in body weight of *Macaca thibetana* at Mt. Emei China. *Am. J. Primatol.*, **32**: 223 – 226.

Zhao Q-K, 1994b. Birth timing shift with altitude and its ecological implications for *Macaca thibetana*. *Oecol. Mont.*, **3**: 24 – 26.

Zhao Q-K, 1996a. Four implications recognized in seasonal changes in body weight of Tibetan macaques. In: Abstracts of International Symposium "Evolution of Asian Primates" Inuyama, Aichi, Japan. August 5 – 8. 38.

Zhao Q-K, 1996b. Etho ecology of Tibetan macaques at mount Emei, China. In: Fa J E, Lindburg D G (eds), Evolution and ecology of macaque societies. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 263 – 289.

Zhao Q-K, 1996c. Male-infant-male interactions in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Emei, China. *Primates*, **37**: 135 – 143.

Zhao Q-K, 1997. Intergroup interactions in Tibetan macaques at Mt. Emei, China. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **104**: 459 – 470.

ECOLOGICAL SELECTION OF PRIMATE SOCIAL BEHAVIOR

ZHAO Qi-Kun
(*Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences Kunming* 650223)

Abstract Intensive male-infant caretaking (IMC) in the Barbary macaque (*Macaca sylvanus*), which is promiscuous and highly uncertain in the paternity of infants, has theoretically embarrassed primatologists since 1980's because it is beyond the sphere of action of kin selection and sexual selection, two powerful tools for interpreting social behavior at this time. Fortunately the same kind of behavior has recently been observed in the Tibetan macaque (*M. thibetana*), in which male mating opportunity is rank- and age dependent, and the paternity is higher than that in Barbary macaques. But both species have similar habitats at high latitude and altitude, and in short of fruits. The comparison of etho-ecological data suggests a logical connection of the IMC with the habitat. For wild Tibetan macaques, except supplied with fruits and bamboo shoots, which are suitable for macaques, in autumn, they have to feed mainly on leaves and grass in other seasons. Interestingly, the onset of weaning (bottleneck for infant survival) and the mating are concentrated on the best season, autumn, but remaining half of births in harsh winter. The contradiction between very low nutrient-intake and increased energy demand on maintaining body temperature for both sexes and on pregnancy and lactation for females in winter is solved by way of storing energy as fat before winter, and consuming intrinsic body material in late winter. This is suggested by the fluctuation of body weight in a year period: peaked in late autumn and dropped to valley point in late winter. Taking the mean of the two extremes, 18.3 kg for males and 14.1 for females, as the baseline, the margin of the fluctuation is ±19% for females and ±7% for males. Of the margin, the weight loss of females is over that of males for 2.7 times, giving an approximate measurement of the difference of parental investment to offspring. The difference demonstrates the necessity and possibility of IMC, males' timely help to exhaust females, which would benefit the reproductive success of the group. Thus so far, the poor habitat shaping the IMC is proven with both logical and physiological evidences. In fact, the rule seems held right for the Old World primates regardless of their mating system because the only monogynous form, *Hylobates syndactylus* showing the IMC also lives in habitat lacking of fruit. In addition, the male-infant-male interaction in Barbary and Tibetan macaques is also recognized as a by-product of IMC. Accordingly, our work has offered a firm foothold for a more general hypothesis of energy-related habitat factors shaping social behavior. Obviously, the IMC possesses the nature of "cooperation for existence". The cooperation then is integrated with Darwin's "struggle for existence" — predator defense and competition for food, forming a concept of "ecological selection". Furthermore, the ecological selection is integrated with sexual selection and kin selection in a way of parallel and not contrary to each other, constructing a unifying framework of "general natural selection". Within the framework, a series of conceptual confusions, which are produced by the absence of ecological selection in the evolutionary theory of social behaviors, can be effectively eliminated. That is, most of the behaviors can be related to one's own shaping force(s). For this, what we need to do is to find the problem, or the need for survival and/or reproduction, behaviorally addressed to by the animal, and then to match the problem with specific one or more selective pressure. At the end, the operatedness of "ecological selection" and its potential value of applying to the management of human societies are also discussed.

Key words Ecological selection, General natural selection, Male-infant caretaking, Social behavior, Time-energy budget of reproduction